

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Jakub Hradečný**

Fenologie mangrovů  
Phenology of mangroves

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Tomáš Koubek, Ph.D.

Praha, 2019



### Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 10. května 2019

Jakub Hradečný

## Abstrakt

Mangrovy jsou globálně významným ekosystémem s velkým ekologickým významem pro mnoho živých organismů včetně člověka. Mnoho organismů je vázáno na produkci listů, kterými se živí. Tyto organismy jsou tedy přímo ovlivněny fenologií mangrovů, která však vykazuje v rámci globálního rozšíření významné rozdíly. Zdá se, že nejvýznamněji fenologii mangrovů ovlivňuje roční oscilace teploty, která svým nárůstem či poklesem určuje začátek a konec jednotlivých fenologických fází. Fenologie mangrovů však zřejmě může být ovlivněna také jinými faktory prostředí, zejména srážkami a s nimi spjatou salinitou.

V oblastech nad 20° zeměpisné šířky se zpravidla fenologické fáze vyskytují v unimodálním režimu, a často mohou přesahovat do více let. Čím blíže k rovníku se rostliny nacházejí, tím spíše se u nich objeví alespoň mírný bimodální režim, s více lokálními maximy fenologické události v průběhu roku. V oblastech rovníku se režim rostlin mění na multimodální s minimálními rozdíly v průběhu roku. Tento ideální model však může být narušen lokálními klimatickými extrémami, které mohou pozměnit fenologii mangrovu na dané lokalitě.

**Klíčová slova:** Mangrovy, fenologie, latitudinální gradient, opad, propagule, teplota, srážky, salinita

## Abstract

The mangroves are a globally important ecosystem with an important value for many organisms, humans included. Many of the organisms are addicted to leaf production, as a part of their diet. These foliovorous organisms are directly affected by mangrove phenology, which presents differences on the global scale. It seems possible that the phenology is influenced mainly by annual temperature oscillations and its changes mark the start and the end of phenological periods. The phenology of mangroves can be influenced by another climatic factor too, as for instance rainfall or salinity.

In the latitudes of 20°, the phenological phases show unimodal mode with the long duration of phenology periods, usually longer than one year. Closer to the equator, the phenology of the plants becomes to change into a bimodal mode, with more than one peak of phenological event per year. In the area of the equator, the phenology of the plants changes into a multimodal mode, without differences during the whole year. This ideal model can be changed by local climatic extremes changing the mangrove phenology into a different mode.

**Key words:** Mangroves, phenology, latitudinal gradient, litterfall, propagule, temperature, precipitation, salinity

Poděkování:

Rád bych poděkoval v první řadě svému školiteli Tomášovi Koubkovi za jeho trpělivost, podnětné připomínky a rady, které mi při psaní práce ochotně poskytoval. Velký dík patří také mé rodině a přátelům za všeobecnou materiální a hlavně psychickou podporu při psaní.

## Obsah

1. ÚVOD.....	1
1.1 ROZŠÍŘENÍ MANGROVŮ .....	1
1.2 PŘÍZPŮSOBENÍ EXTRÉMNÍMU PROSTŘEDÍ.....	2
1.2.1 Fyziologické adaptace.....	2
1.2.2 Anatomické a morfologické adaptace.....	3
1.2.3 Rozmnožování .....	4
1.3 MANGROVY JAKO EKOSYSTÉM .....	4
1.3.1 Terestrické složky ekosystému .....	4
1.3.2 Marinní složky ekosystému .....	6
1.3.3 Ekosystémové služby mangrovů .....	8
1.4 PROČ SE VŮBEC ZABÝVAT FENOLOGIÍ MANGROVŮ.....	9
2. FENOLOGIE MANGROVŮ .....	10
2.1 METODY VÝZKUMU.....	10
2.1.1 Metoda <i>In situ</i> .....	10
2.1.2 Metoda dálkového průzkumu .....	11
2.1.3 Praktické využití dálkového průzkumu.....	13
2.2 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ FENOLOGII MANGROVŮ .....	14
2.2.1 Srážky, salinita a teplota .....	15
2.2.2 Latitudinální gradient.....	19
2.3 FENOLOGIE MANGROVŮ V POROVNÁNÍ S FENOLOGIÍ OSTATNÍCH TROPICKÝCH EKOSYSTÉMŮ.....	21
3. ZÁVĚR.....	22
CITOVANÁ LITERATURA.....	24

# 1. Úvod

Pojem „mangrovy“ pod sebe shrnuje lesní ekosystémy, které stojí na pomezí mezi marinními a terestrickými, jelikož se vyskytují na mořském pobřeží, ale alespoň určitou část mořského slapového cyklu jsou vystaveny přímému působení slané mořské vody. Z toho důvodu u nich vznikla celá řada unikátních adaptací. Popisu celého ekosystému je věnován úvod této práce, neboť porozumění této problematice je klíčové pro kritické zhodnocení důležitosti tématu fenologie mangrovů a jeho zasazení do globálního kontextu. Samotnou fenologií mangrovů se zabývá druhá část práce.

## 1.1 Rozšíření mangrovů

Mangrovy mají typické pantropické rozšíření, s maximálním množstvím druhů v oblasti rovníku a výskytem mezi  $\pm 30^\circ$  severní šířky a  $\pm 38^\circ$  jižní šířky (Quisthoudt *et al.*, 2012). Nejvyšší druhovou diverzitu prezentují mangrovy v Indopacifické oblasti. Globálně je jejich výskyt limitován teplotou a ačkoliv rostliny zvládají krátkodobý pokles teploty vzduchu pod  $5^\circ \text{C}$ , limitací je pro ně zřejmě teplota vody, která by neměla klesnout dlouhodobě pod  $20^\circ \text{C}$ . Tato limitace je dobře pozorovatelná na globální distribuci mangrovů. Jelikož vlivem oceánského proudění dochází k vyzdvihnutí chladné vody z oceánského dna u západních pobřeží kontinentů, tak zde najdeme mangrovy pouze v úzkém pruhu v okolí rovníku, zatímco na východním pobřeží mohou mangrovy zasahovat až do oblasti subtropů. Diverzita mangrovů však směrem od rovníku klesá, a extrémně severní či jižní lokality jsou často tvořeny porostem jediného druhu.

Příkladem může být mangrov rostoucí nejbližší k území České republiky, nacházející se na východním pobřeží Sinajského poloostrova v Egyptě ( $28^\circ 10' \text{N}$ ). Tento mangrov je tvořen výhradně druhem *Avicennia marina*. Celý porost je vystaven extrémním podmínkám, ve kterých dokáže existovat. Klima je v této oblasti velmi suché a teplé, s teplotami od  $9^\circ$  v zimních měsících až po  $36^\circ$  v létě. Teplota však vykazuje prudké výkyvy ve velmi krátkých časových intervalech (například naměřený rozdíl  $11,2^\circ \text{C}$  během dvanácti hodin). Salinita dosahuje uvnitř porostu hodnot mezi 41 a  $47\text{‰}$  a je zde velmi vysoká evapotranspirace, až 300 cm za rok. Navíc zde není žádný povrchový přítok vody, i když je uvažován průsak podzemní sladké vody, neboť se mangrovy nacházejí u ústí Wadi Kid (Por, Dor and Amir, 1977). Sinajské mangrovy jsou tedy severním maximem v Indopacifické oblasti, které zvládají obsadit, a to zejména



z důvodu nízkých teplot, ale zřejmě také kvůli nedostatku vhodných stanovišť na severnějších lokalitách.

## **1.2 Přizpůsobení extrémnímu prostředí**

Mangrovy jsou vystaveny dvěma zásadním stresorům, salinitě a hypoxii, způsobené zaplavením mořskou vodou. Takovéto extrémy jsou pro většinu cévnatých rostlin neslučitelné se životem, ale mangrovy si vyvinuly fyziologické a morfologické adaptace, pomocí kterých v tomto prostředí přežívají.

### **1.2.1 Fyziologické adaptace**

Zajímavými fyziologickými adaptacemi se mangrovy naučily bojovat proti rozpuštěným solím v mořské vodě. Mezi rostlinami se vyvinuly tři strategie, které jsou u některých druhů navíc kombinované mezi sebou.

První strategií je filtrace mořské vody, která zabrání vstupu  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$  iontům do vnitřních pletiv kořene. Na povrchu kořenů mají mangrovy tři polopropustné vrstvy, které jsou extrémně odolné proti působení osmotického tlaku. Nejprve jsou od sebe separovány  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$  ionty pomocí Donnanova membránového potenciálu.  $\text{Na}^+$  ionty procházejí do 1. vrstvy kořene, kde jsou zachyceny a akumulovány, čímž dochází k extrémnímu navýšení osmotického tlaku. Proti osmotickému tlaku však působí evapotranspirace, která vtahuje přefiltrovanou vodu směrem dovnitř kořene (Kim *et al.*, 2016).

Filtraci vody se snaží provádět většina mangrovů, ale filtrace obvykle není zcela dokonalá a část iontů do rostliny pronikne. Dalším mechanismem, jakým se rostliny mohou bránit přítomnosti solí je částečná tolerance salinity uvnitř pletiv a sukulence listů (Parida, Das and Mitra, 2004). Osmotická nerovnováha uvnitř buněk může působit inhibičně na některé enzymy, a navýšení salinity uvnitř rostliny má tedy cytotoxické účinky. Rostliny se proti němu mohou bránit tím, že koncentrují soli ve vakuolách, takže nemohou interagovat s ostatními molekulami uvnitř buněk (Jennings, 1976). Někteří autoři uvažují jako možnou adaptaci koncentraci solí v senescentních listech, které i se solí opadávají. Zdá se ale, že tento mechanismus ve skutečnosti neexistuje, neboť koncentrace solí v listech těsně před opadem nenarůstá, nýbrž zůstává stejná (Cram, Torr and Rose, 2002; Tomlinson, 2016).

Třetí strategií představují druhy disponující solnými žlázami lokalizovanými v epidermis, sloužícími k vylučování přebytečných solí na povrch rostliny. Toto

vylučování probíhá zejména na listech, které jsou poté pokryty krystalky solí. Dynamika vylučování solí je řízena akvaporinovými geny, jejichž exprese závisí na aktuální koncentraci solí v závislosti na prudké fluktuaci v rámci slapového cyklu (Tan *et al.*, 2013).

### 1.2.2 Anatomické a morfologické adaptace

Morfologickými adaptacemi se mangrovy brání proti anoxii, která postihuje všechny části rostliny ponořené delší čas pod mořskou hladinu, tedy zejména kořenový systém a bázi kmene. Jako ochranu proti anoxii vytváří mangrovy uvnitř kořenů pletivo aerenchym, které



Fig.1: Porost rodu *Rhizophora* s typickými chůdovitými kořeny.  
Foto © autor

ostatním pletivům zprostředkovává přísun vzduchu. Kromě aerenchymu

došlo také u některých druhů k výrazným morfologickým přeměnám, z nichž nejznámějšími jsou například kolíkovité kořeny zvané pneumatofory, typické pro rod *Avicennia*, kolenovité kořeny, které nacházíme například u rodu *Bruguiera*, popřípadě chůdovité kořeny rodu *Rhizophora* (Obr.1). Konkrétně pneumatofory a kolenovité kořeny jsou v první řadě adaptací na zaplavení, protože se vynořují z vody ve větší vzdálenosti od rostliny, a fungují jako „provzdušňovací komíny“ pro zaplavený kořen, ze kterého vyrůstají. Umožňují tak růstu kořenového systému do větších vzdáleností od rostliny. Chůdovité kořeny mají naopak hlavní funkci opěrnou, jelikož rostliny obsazují jemné a velmi nestabilní podloží, ve kterém by jinak snadno došlo k vyvrácení rostliny (Tomlinson, 2016).

Zajímavou adaptací se vyznačuje jediný jednoděložný druh pravých mangrovů, *Nypa fruticans*. Tato palma má zkrácený kmen, který zůstává často téměř celý ponořený pod vodou. Z kmene roste množství dlouhých listů, jejichž čepel po určité době odpadne, a ke kmeni zůstane přirostlý samotný řapík. Tento řapík však během opadu čepele prochází metamorfózou a vytváří se uvnitř něj aerenchym, který zásobuje ponořené orgány vzduchem (Chomicki *et al.*, 2014).

### **1.2.3 Rozmnožování**

Rozmnožování mangrovů je také přizpůsobené prostředí, ve kterém se rostliny nacházejí. U mnoha druhů se setkáváme se živorodostí, kdy ještě na mateřské rostlině dojde ke klíčení a vytvoření tzv. propagule, tvořené hypokotylem nesoucím apikální meristém. Zralé propagule poté padají na odhalené dno či do vody a při odlivu jsou odnášeny z porostu pryč, aby mohly kolonizovat nová stanoviště (Hogarth, 2007).

Propagule jsou značně odolné, a dokáží v tomto stadiu přežít po dobu několika měsíců, což rostlinám umožňuje relativně vysokou schopnost disperze. Nejedná se však o dormantní stadium, ale o metabolicky aktivní útvar. Propagule jsou totiž uzpůsobeny k plavání na hladině v horizontální poloze, která je ideální pro překonání větších vzdáleností. Pokud se však propagule dostane do míst s preferovanou hodnotou salinity, dojde uvnitř propagule k metamorfóze, která změní poměry hustot v rámci propagule, což vyústí ve změnu polohy z horizontální na vertikální. V případě že přetrvávají dobré podmínky pro růst, tak dojde k indukci dalšího růstu kořenů a stonku. Tímto mechanismem si rostliny aktivně udržují zonalitu porostu, kdy je celý les tvořen mozaikou druhů rozmístěných podle hloubky a hodnot salinity preferovaných konkrétními druhy (Wang, Li and Wang, 2019).

## **1.3 Mangrovy jako ekosystém**

Mangrovový ekosystém je světově unikátním příkladem propojení terestrického a marinního ekosystému. Z toho důvodu jsou tradičně popisovány zvlášť marinní a terestrické složky ekosystému, ačkoli propojení těchto dvou složek je pro pochopení komplexity ekosystému zásadní. V této kapitole budou tedy obě tyto části popsány odděleně, a jejich propojení bude diskutováno v závěru kapitoly.

### **1.3.1 Terestrické složky ekosystému**

#### *1.3.1.1 Rostliny*

Hlavní terestrickou složkou mangrovů jsou samotné „mangrovníky“, tedy fanerofyty vytvářející celý ekosystém. Rostliny nalézající se v mangrovech je možné rozdělit do tří skupin (Tomlinson, 2016). První skupinou jsou tzv. pravé mangrovy. Těmito druhy se rozumí takové, které vytvářejí majoritní porosty a vykazují typická mangrovová přizpůsobení, jako je viviparie či metamorfóza kořenů. Tomlinson do této kategorie řadí pouze 19 druhů z 11 rodů cévnatých rostlin. Mezi autory se však tato klasifikace může lehce lišit, a proto například zpráva FAO Spojených Národů (FAO, 2007) rozeznává jako

pravé mangrovy 71 druhů. Typickými zástupci pravých mangrovů jsou rody *Avicennia* (Acanthaceae), *Rhizophora* (Rhizophoraceae), *Laguncularia* (Combretaceae), *Sonneratia* (Lythraceae) či *Bruguiera* (Rhizophoraceae).

Jako druhou kategorii rozlišuje Tomlinson „minoritní druhy“, které se od pravých mangrovů odlišují tím, že netvoří významné jednodruhové porosty, což ovšem ne vždy platí, například u rodu *Nypa* (Arecaceae), který je do této kategorie řazen.

Třetí kategorií rozlišovanou Tomlinsonem jsou asociované druhy, tedy druhy, které nemají zásadní vliv na strukturu porostu a nachází se zde pouze ojediněle, v podrostu či využívají okolní rostliny jako oporu. Do této kategorie patří také epifytní rostliny. Diverzita rostlin v této kategorii je vyšší než v případě pravých mangrovů. Jedním z důvodů může být například ten, že část těchto druhů se vyskytuje i mimo pravé mangrovy, v tzv. „back mangroves“, tedy v porostu bezprostředně navazujícím na mangrovy, který je jen málo ovlivněný salinitou, ale ještě se nejedná o čistě terestrický ekosystém.

#### 1.3.1.2 Bezobratlí živočichové

Nejvýznamnější terestrickou skupinou bezobratlých živočichů je jednoznačně hmyz, který zde plní řadu významných ekologických funkcí. Studie provedená v Číně (Liu *et al.*, 2018) byla zaměřena na spočtení druhové diverzity hmyzu žijícího v mangrovech na ostrově Hajnan v Jihočínském moři. Autoři zde zjistili přítomnost 219 druhů hmyzu spadajících do 11 řádů, z nichž nejpočetnějšími byli motýli (Lepidoptera), brouci (Coleoptera) a blanokřídlí (Hymenoptera).

Hmyz plní pro mangrovy zásadní roli opylovačů. V Indické studii (Karyamsetty, 2017) věnované polinačním mechanismům mangrovů byla zjištěna existence entomogamie u všech pozorovaných druhů mangrovů (rody *Ceriops*, *Aegialitis*, *Aegiceras*, *Sonneratia*, *Derris* a *Exoecaria*), která byla u většiny pozorovaných druhů částečně kombinovaná s anemogamií. Přetrvávající schopnost anemogamie autor popisuje jako pravděpodobnou záchrannou strategii, která rostlinám umožňuje obsazovat i nová a odlehlá stanoviště, na kterých nemají přítomné potřebné opylovače. U všech studovaných entomogamních druhů byla zaznamenána přítomnost nektaru, který slouží jako odměna pro opylovače. Nektar některých druhů byl navíc obohacen o aminokyseliny, které jsou pro jejich opylovače esenciální.

Na druhou stranu, mnoho hmyzích druhů je herbivorních a můžou způsobovat výrazné ztráty listové plochy, čímž může dojít k oslabení rostliny (Burrows, 2003).

K odpuzení herbivorů používají mangrovy chemickou obranu, například v podobě tríslovin koncentrovaných v listech (Kathiresan, 2003). Zajímavý ekologický vztah byl pozorován mezi herbivory a mravenci na rostlinách *Rhizophora mucronata* (Offenberg *et al.*, 2005). U rostlin, na kterých byli přítomni mravenci, byla pozorována prokazatelně nižší míra herbivorie než na rostlinách, které mravenci neobývali. Tato ochrana proti herbivorii však rostlině nepřináší přílišný užitek, neboť rostliny vystavené herbivorům se vyznačovaly bujnějším růstem, který byl zřejmě indukován právě přítomností herbivorů.

#### 1.3.1.3 Obratlovci

Ačkoli obratlovčích obyvatel se v mangrovech nachází mnoho, téměř se zde nevyskytují žádní obojživelníci. Hlavním důvodem je, že nejsou schopni přežít v prostředí se zvýšenou salinitou. Oproti tomu plazi jsou v mangrovech velmi běžní. Typickými zástupci asijských mangrovů jsou například varan mangrovový (*Varanus indicus*) nebo varan skvrnitý (*Varanus salvator*). V mangrovech celého světa se také setkáme se zástupci hadů či krokodýlů.

Pro mangrovy je typická vysoká diverzita ptáků, kteří nalézají v mangrovech přechodné útočiště. Zřejmě díky uniformní stavbě nadzemní části mangrovů je zde však velmi málo rozdílných nik, které by ptáci mohli obsadit, a tudíž zde téměř nenacházíme ptáky specializované pouze na mangrovy. Pro ptáky jsou mangrovy zajímavé zejména jako bohatý zdroj potravy, kterou tvoří zejména hmyz, koryši, malé ryby, ale v některých případech také nektar.

Množství potravních zdrojů láká do mangrovů také velké množství savců, a to jak větší predátory jako vydry, mangusty, mývaly či tygry, tak herbivory v podobě buvolů, velbloudů či listožravých opic. Vysoká abundance hmyzu také zprostředkovává potravu mnoha druhům insektivorů. Podobně jako u ptáků, také savci jsou jen velmi zřídka mangrovovými specialisty, a většina druhů je využívá pouze dočasně (Hogarth, 2007).

### 1.3.2 Marinní složky ekosystému

#### 1.3.2.1 Sesilní organismy

U mořských organismů vyskytujících se v mangrovech je dělení na sesilní a mobilní organismy ekologicky zajímavější oproti taxonomickému dělení. Sesilní organismy jsou totiž přímo ovlivněny mnoha abiotickými faktory, proti kterým se nemohou bránit útekem na příhodnější místo. V závislosti na lokalitě jsou poté organismy rozděleny na základě svých limitací a také podle dostupnosti volných nik ve vertikálním prostoru.

Většinu sesilných organismů v mangrovech nalezneme zejména na pevných substrátech, které v mangrovech představují kořeny stromů. Komunity sesilných organismů jsou tvořeny zejména řasovými porosty a bezobratlými živočichy (například houbovci, mechovkami, sumkami, mnohoštětinatci či mlži) (Hogarth, 2007). Rostliny většinou nemusí být sesilnými organismy nijak zvláště ovlivněny. Existují však studie potvrzující negativní vliv na růst a produkci nových kořenů u svijonožců rodu *Balanus*, kteří pokrývají kořen inkrustující vrstvou zabraňující dalšímu růstu (Perry, 1988). Negativně na mangrovy působí také organismy, které aktivně narušují povrch kořenů a pronikají do jejich vnitřních pletiv, jako například isopodní korýš *Sphaeroma peruvianum* (Perry, 1988) či mlži z čeledi Teredinidae, kteří ale v ekosystému fungují také jako významní dekompozitoři mrtvého dřeva (Filho, Tagliaro and Beasley, 2008; Marimuthu, Balasubramaniam and Jayaraj, 2015).

#### 1.3.2.1 Mobilní organismy

Zřejmě ekologicky nejzajímavější skupinou mobilních organismů žijících v mangrovech jsou krabi. Nejvýznamnější jsou dvě čeledi krabů, Sesarmidae a Ocypodidae, kteří se velkou mírou podílejí na obratu živin na ekosystémové úrovni. Krabi z čeledi Sesarmidae jsou konzumenti zejména listového opadu z mangrovů a svou činností se podílejí na jeho rozkladu. K tomu přispívají nejen samotnou konzumací, ale také přesunem opadaného listí do podzemních chodeb, ve kterých žijí, což velmi urychlí jeho rozklad. Takovýmto způsobem mohou krabi přemístit do podzemí až jednu čtvrtinu veškerého opadu (Robertson, 1986). Činnost krabů z čeledi Sesarmidae je velmi důležitá také pro samotné mangrovy, neboť byl naměřen signifikantní nárůst množství síry ( $S^{-2}$ ) a amoniaku ( $NH_4^+$ ) v půdě při absenci krabů a růst mangrovů byl za takových podmínek výrazně pomalejší (Smith, Boto and Giddins, 1991).

Krabi z čeledi Sesarmidae jsou navíc důležití konzumenti propagulí. Preference mezi propagulemi různých druhů je dána zejména jejich nutričním složením, ale také jejich abundancí na daném stanovišti (Smith, 1987).

Druhou čeledí krabů je čeleď Ocypodidae, kam patří mimo jiné také velká skupina „krabů houslistů“, kteří mají nápadně zvětšené jedno klepeto. Tito krabi jsou významní dekompozitoři živící se na drobných organických zbytcích, které nachází na povrchu sedimentu při odlivu. Svou činností tedy také významně urychlují rozkladné procesy v rámci ekosystému (Hogarth, 2007).

Dalšími významnými mobilními organismy jsou ryby a paryby. V mangrovech najdeme velmi vysokou diverzitu ryb, což je způsobeno zejména tím, že jsou mangrovy využívány jako útočiště pro juvenilní jedince mnoha druhů ryb, které v dospělosti obývají prostory korálových útesů (Parrish, 1989). Důvodem, proč juvenilní jedinci vyhledávají mangrovy je zřejmě vysoká prostorová komplexita ekosystému, která nabízí vysoké množství úkrytů pro malé ryby a naopak zabraňuje vstupu velkých predátorů (Whitfield, 2017). Některé ryby se však vyskytují pouze v mangrovech. Případem takových extrémně specializovaných ryb je několik druhů z čeledi hlaváčovitých (Gobiidae) zvaných „lezci“, kteří mají speciálně vyvinuté prsní ploutve, pomocí kterých dokážou „šplhat“ po předmětech vynořených nad vodní hladinu.

Mangrovy jsou obývané také většími obratlovci, jako jsou například želvy, kapustňáci, dugongové či někteří kytovci (Hogarth, 2007).

### **1.3.3 Ekosystémové služby mangrovů**

Mangrovy představují globálně významný ekosystém, který v dnešní době čelí mnoha tlakům, zejména v důsledku osidlování pobřeží člověkem a také vlivem globálních klimatických změn. První významnou ekosystémovou službou je ochrana pobřeží před erozí. Zvýšená eroze pobřeží nastává zejména při výskytu tropických bouří, které jsou doprovázeny silnějším vlnobitím, popřípadě při nárazu vlny tsunami. Nárazy vln jsou však při průchodem komplexní struktury mangrovů významně tlumeny, což brání erozi pobřežních oblastí. Tato schopnost mangrovů může také snížit škody napáchané na životech a majetku při působení tropické bouře či vlny tsunami (Dasgupta *et al.*, 2019).

Ekosystémovou službou mangrovů je také významný podíl na ukládání uhlíku. Mangrovy fungují jako účinné úložiště uhlíku, neboť zadržují velké množství organického materiálu přineseného sladkovodním tokem, který prochází dekompozičním procesem bez přístupu kyslíku. Navíc mají rostliny velmi vysokou produktivitu, která se také projeví množstvím vzdušného uhlíku přeneseným do systému. Mangrovy jsou považovány za tropický ekosystém nejbohatší na uhlík, a jeho kácením vzniká až 10 % emisí uhlíku způsobených globálním odlesňováním, ačkoli se jedná pouze o 0,7 % odlesněné plochy. Ukládáním sedimentů a rozloženého materiálu vzniká vrstva půdy, jejíž hloubka je odhadována mezi 0,5 – 3 metry. Z důvodu náročného a nepřesného měření a také špatného přístupu je však hloubka půdy u většiny světových mangrovů neznámá (Donato *et al.*, 2011).

Další ekosystémová služba, kterou poskytují mangrovy, byla již nastíněna v předchozí kapitole o marinních složkách ekosystému. Mangrovy (a asociované mořské ekosystémy) jsou totiž domovem pro velké množství komerčně lovených ryb a korýšů, kteří zde nacházejí množství úkrytů (Meynecke *et al.*, 2007). Mangrovy jsou tedy významné i ekonomicky, a jejich ztráta se může odrazit na snížení populační hustoty komerčně významných organismů (Estoque *et al.*, 2018).

#### **1.4 Proč se vůbec zabývat fenologií mangrovů**

V úvodu jsme se již zabývali základními částmi mangrovového ekosystému. Při hodnocení role mangrovů v rámci ekosystému je důležité mít na paměti, že se jedná o hlavní primární producenty, tedy primární zdroj potenciální energie pro herbivory, kteří se na mangrovech živí. Herbivoři mohou aktivně napadat a konzumovat jednotlivé části rostlin, včetně opadlých propagulí a listů (v případě opadaných listů už se ale jedná spíše o rozkladače, než přímé herbivory).

Hmyzí herbivoři často výrazně preferují listy s vyšším obsahem dusíku, pokud k tomu mají příležitost (Onuf, Teal and Valiela, 1977). Obsah dusíku v listech se však mění v průběhu roku (Benítez-Pardo *et al.*, 2018), ale také v průběhu života rostliny (například v čínské studii zabývající se produkcí opadu u lesů *Kandelia obovata* byl naměřen pokles obsahu dusíku v listech u starších rostlin (Ye, Chen and Chen, 2012)). I tak jsou ale tyto herbivoři závislí na fenologii svého potravního zdroje. Hmyzí herbivoři raději vyhledávají mladé listy, které kromě toho, že jsou bohatší na živiny (viz. výše), tak jsou také měkké a snadněji napadnutelné. Herbivoři živící se kromě listů také propagulemi jsou pak vázáni na jejich přítomnost, která se v průběhu roku obvykle mění, jak bude popsáno dále. Mezi typické herbivory mangrovů patří velké množství hmyzu, ale také několik druhů listožravých primátů, například hulmani (*Trachypithecus* sp.) nebo kahauové nosatí (*Nasalis larvatus*), popřípadě jiní obratlovci, jako kupříkladu velbloudi jednohrbí (*Camelus dromedarius*) spásající nízké porosty mangrovů v deltě řeky Indus v Pákistánu.

Znalost fenologie mangrovů, jakožto primárních producentů, je tedy klíčová k pochopení dynamiky celého vysoce komplexního ekosystému, jelikož skrze ni jsou ovlivněny životní cykly většiny asociovaných organismů, a to nejen herbivorů, ale sekundárně také jejich predátorů či na herbivorech závislých detritivorů, kteří se v mangrovech vyskytují, což může mít důsledky i pro člověka.



## 2. Fenologie mangrovů

Jak už bylo zmíněno výše, světová distribuce mangrovů leží mezi  $\pm 30^\circ$  severní šířky a  $\pm 38^\circ$  jižní šířky (Quisthoudt *et al.*, 2012), největší diverzitu však nalezneme v tropických oblastech (Duke *et al.*, 2009). Tropické oblasti obvykle vykazují jen velmi malé klimatické rozdíly, zejména v množství dopadajících srážek v průběhu roku a v průměrné roční teplotě. S přibývajícím zeměpisnou šířkou se zvyšuje sezonalita klimatu, na což rostliny reagují ostřejším oddělením jednotlivých fenologických fází v závislosti na řídícím klimatickém faktoru, kterým může být například teplota, vlhkost, množství srážek či salinita (Zhang *et al.*, 2014; Van der Stocken, López-Portillo and Koedam, 2017). U mangrovů jsou obvykle rozlišovány následující fenologické fáze: dormance, rašení nových listů, opad starých listů, počátek kvetení, založení plodů, vývoj plodů, opad plodů. Tyto fenologické fáze se ale mohou částečně překrývat ((Benítez-Pardo *et al.*, 2018; De Alvarenga, Botosso and Soffiatti, 2017).

### 2.1 Metody výzkumu

Fenologie je u mangrovů zkoumána v zásadě dvěma odlišnými způsoby. První z nich, *In situ* metoda, zahrnuje dlouhodobý sběr opadu v mangrovech a jeho porovnání s naměřenými změnami klimatických faktorů. Druhým způsobem, jakým je možné zkoumat fenologii je metoda dálkového průzkumu (remote sensing).

#### 2.1.1 Metoda *In situ*

Sběry opadu prováděné přímo v porostu byly zejména v dřívějších studiích velmi populární, a to hlavně z toho důvodu, že metody dálkového průzkumu v té době ještě nebyly na dostatečné úrovni. V současnosti se tato metoda spíše kombinuje s dálkovým průzkumem, a to zejména kvůli obtížnému přístupu do mangrovových porostů. Sběry obvykle probíhají zachytáváním opadu do sítí o stejné velikosti (například 0,5x0,5 metru (Ye, Chen and Chen, 2012)) zavěšených v určité výšce. Výška umístění sítí se mezi studiemi značně liší, protože je velmi často limitována výškou přílivu. Zachycené části opadu jsou v pravidelných intervalech vybírány a roztrženy na jednotlivé komponenty, které jsou následně usušeny a zváženy. Touto metodou je tedy možné poměrně přesně určit procentuální množství jednotlivých složek opadu a při dlouhodobém pozorování tak lze odlišit jednotlivé fenologické fáze a porovnat je s lokálními klimatickými podmínkami.

Nespornou výhodou této metody je, že při správném navržení pokusu dostaneme velmi přesná data o střídání fenologických fází na konkrétních sledovaných plochách, ale nikoli o fenologických procesech celého porostu (v regionálním měřítku). Omezením je však krátká délka pozorování, neboť *in situ* sběr obvykle z praktických důvodů probíhá maximálně po dobu jednoho až dvou let, což sice pomůže odhalit annuální fenologické trendy, ale nemáme šanci získat představu o odpovědích na dlouhodobé klimatické oscilace.

#### *2.1.1.1 Index listové plochy*

Další metodou používanou při terénním výzkumu může být například měření Indexu listové plochy, tzv. Leaf-area index (LAI). Principem tohoto indexu je stanovení plochy listů zakrývajících námi stanovenou plochu půdy. Tento index je možné naměřit v terénu pomocí specializovaných měřicích přístrojů, jako je například AccuPAR LP-80 Ceptometer použitý v Íránské studii (Mafi-Gholami *et al.*, 2019). Další možností je například fotografování pomocí hemisférické čočky. Metody, jakými při výpočtu LAI postupují specializované měřicí přístroje se mohou lišit. Jednou z možností je stanovení LAI z naměřeného množství transmitance, tedy množství radiace, která prošla skrze určitou vrstvu porostu. Další možností je porovnání mezernatosti, která porovnává pravděpodobnosti zachytu slunečního záření při průchodu korunou, popřípadě další metody, které porovnávají rozdíly v absorpci a odrazu vybraných vlnových délek záření při průchodu korunou (Pokorný, 2015).

#### **2.1.2 Metoda dálkového průzkumu**

Druhou, a v dnešní době často využívanou metodou výzkumu fenologie je metoda dálkového průzkumu (neboli „remote sensing“). Tato metoda spočívá ve využití satelitních snímků zachycujících záření odražené od povrchu země, na jehož základě jsou vypočteny vegetační indexy. Asi nejčastěji ve fenologii užívaným indexem je NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), ale existují i další měřené indexy se zvýšenou citlivostí v odlišných částech spektra, přizpůsobené specifickým typům porostů. Kombinací výsledků různých indexů je poté možné odhalit i variabilitu, která by při použití pouze jednoho z nich zůstala skrytá.

Samotná data získaná dálkovým průzkumem ale sama o sobě příliš mnoho informace nenesou, pokud nejsou doplněna o minimálně jednoletý *in situ* sběr dat, podle kterého můžeme přiřadit pozorované změny vegetačních indexů ke změnám fenologických fází. Dálkový průzkum však umožňuje porovnání dat za delší časové

období, než umožňuje *in situ* sběr a nalezení případných interannuálních trendů vývoje sledované vegetace.

#### 2.1.2.1 NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*)

Tento vegetační index je vypočten jako podíl

$$NDVI = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{red}}{\rho_{NIR} + \rho_{red}}$$

kde  $\rho_{NIR}$  = „near infrared radiation“, odražené blízké infračervené záření a  $\rho_{red}$  = odražené záření v červené části spektra. Tento index je hojně užívaný, protože vypovídá o fotosyntetické aktivitě, a tedy o absorpci energie porostem. NDVI využívá skutečnosti, že chlorofyl absorbuje část záření ve viditelné části spektra (PAR – photosynthetically active radiation). Naproti tomu, velká část dopadajícího záření je odražena od buněčných struktur rostliny v podobě blízkého infračerveného záření. Porovnáním množství PAR a near-infrared záření zastoupených v záření odraženém od porostu můžeme určit fotosyntetickou aktivitu tohoto porostu. Vysoká absorpce sluneční energie skrze fotosyntézu ovlivňuje růst rostlin, a vysvětluje tedy vzniklou korelaci mezi NDVI a množstvím vegetace (Hall, 1995).

#### 2.1.2.2 EVI (*Enhanced Vegetation Index*)

Oproti předchozímu NDVI je Enhanced Vegetation Index daleko užitečnější při měření u ploch s velkým množstvím fotosynteticky aktivní biomasy. U NDVI totiž dochází při vysokém množství biomasy k problémům se škálou, na které je tento index schopen rozeznat rozdíly, protože je velmi citlivý na množství chlorofylu. Při velké hustotě vegetace, jakou nalezneme také nad mangrovy, jsou tedy naměřené hodnoty NDVI téměř konstantní, zatímco EVI dokáže odlišit případné změny.

EVI navíc zvládá odstranit řadu rušivých signálů, jako například odražené záření od země (pozadí), na které je NDVI také velmi citlivé. EVI také dokáže snížit rušivý vliv aerosolů a dá se doplnit i o další korekce zpřesňující výsledky.

Enhanced Vegetation Index je formulován jako podíl

$$EVI = G \frac{\rho_{NIR} - \rho_{red}}{\rho_{NIR} + C_1 \cdot \rho_{red} - C_2 \cdot \rho_{blue} + L}$$

kde  $\rho$  = odrazivost země, jenž bere v potaz vliv atmosféry (Raileighův rozptyl a absorpci ozonu), L = úprava pozadí porostu směřující NIR a red transfer skrze porost, C1 a C2 = koeficienty resistance aerosolu (Berlanga-Robles, Ruiz-luna and Villanueva, 2018).

### 2.1.2.3 NDWI (Normalized difference water index)

Tento index zaznamenává rozdíly absorpce záření o vlnových délkách 0,86  $\mu\text{m}$  a 1,24  $\mu\text{m}$  kapalné vody přítomné ve vegetaci a je definován jako podíl

$$\text{NDWI} = \frac{\rho_{0,86\mu\text{m}} - \rho_{1,24\mu\text{m}}}{\rho_{0,86\mu\text{m}} + \rho_{1,24\mu\text{m}}}$$

u kterého  $\rho$  = odražené záření při vlnové délce  $\lambda$ . Absorpce záření o vlnové délce 0,86  $\mu\text{m}$  bývá zanedbatelná, oproti tomu slabou absorpcí je možné naměřit při 1,24  $\mu\text{m}$ . Jak je vidno, NDWI je počítáno z podílu dvou NIR kanálů, zatímco pro výpočet NDVI je použito spektrum červeného viditelného záření. Podobně jako u NDVI, také tento index je ovlivněn aerosolem, ale oproti NDVI je tento vliv lehce nižší. Naopak, oba dva indexy (NDVI a NDWI) mají problém zcela oddělit odraz od zemského povrchu od pozorovaného odrazu od vegetace (Gao, 1996).

### 2.1.3 Praktické využití dálkového průzkumu

Příkladem využití dálkového průzkumu při monitoringu fenologie mangrovů může být studie autorů z Velké Británie, kteří porovnávali naměřená *in situ* data o fenologii mangrovů s dlouhodobým dálkovým průzkumem na poloostrově Yucatán v jižním Mexiku (Pastor-Guzman, Dash and Atkinson, 2018). Při studii využívali vegetační indexy EVI, NDVI, gNDVI a NDWI. Index gNDVI je index podobný NDVI, ale je založen na odraženém záření v zelené, nikoli v červené části spektra.

Pomocí těchto vegetačních indexů autoři byli schopni stanovit čtyři fenologické parametry: počátek sezony, období maximální zeleně, závěr sezony a délku sezony. Tyto parametry byly porovnány s daty o teplotě, srážkách, salinitě a opadu na osmi lokalitách rozmístěných na pobřeží Yucatánského poloostrova. Místní mangrovy jsou v globálním pohledu poněkud unikátní, neboť nejsou vázány na ústí žádného povrchového toku. Yucatánský poloostrov je z velké části vápencového původu a podloží je zde velmi porézní, což vede ke vzniku mnoha krasových útvarů, ale také k absenci významných vodních toků. Určitá část sladké vody samozřejmě na pobřeží přitéká, ale tato voda není příliš bohatá na živiny (Herrera-Silveira and Morales-Ojeda, 2010).

Autoři zjistili, že vegetační indexy vykazují jasnou sezonalitu, která se ale nedá jednoznačně vztáhnout k žádnému klimatickému faktoru. Obecně nejvyšší množství opadu se vyskytovalo na konci období sucha, které bývá doprovázeno rovněž nižšími teplotami. Většina opadu v období dešťů byla tvořena propagačními orgány (poupaty, květy, nezralými plody a propagulemi). Autoři se domnívali, že by pozorované změny

v množství zeleně mohly být odpovědí na množství dopadajících srážek, tak jak je tomu u terestrických tropických deštných lesů, ale tato teorie se nepotvrdila, neboť odpověď mangrovů na změny srážkového režimu je velmi slabá a opožděná. Zajímavé ale bylo odlišné načasování počátku sezony na místech, které získávaly více srážek od ledna do března. Další rozdíly v načasování byly pozorovány u porostů s nižším procentuálním zastoupením pravých mangrovů. Mangrovy, u kterých mají pravé mangrovové druhy zastoupení nad 80 %, mají počátek sezony opožděný až o měsíc oproti porostům s nižším zastoupením pravých mangrovů.

Tato studie jako jedna z prvních přináší data o fenologii mangrovů na regionální úrovni, ke kterým je stále třeba přistupovat obezřetně. Data totiž byla pořízena na škále 500 m, což je velmi hrubé rozdělení, vezmeme-li v potaz to, že se mohou vyskytovat výrazné změny ve fenologii v rámci jedné rostliny (viz.:2.2.1.1). Navíc je zřejmé, že porosty s vyšším podílem nemangrovových druhů odpovídají odlišně na klimatické oscilace, což by mohlo vést k desinterpretacím výsledků při nedostatečně zmapovaném vegetačním krytu. Jedná se ale zároveň o velmi zajímavou metodu, pomocí které je možné studovat trendy v dynamice vývoje vegetace na regionální úrovni, a to i ve velmi špatně přístupných ekosystémech, jako jsou například mangrovy. Další nespornou výhodou dálkového průzkumu je možnost porovnání snímků za delší časové období, než umožňuje standartní terénní výzkum, což dává příležitost zaznamenat ekosystémovou odpověď na dlouhodobé klimatické oscilace (Record *et al.*, 2013).

## **2.2 Faktory ovlivňující fenologii mangrovů**

Fenologie mangrovů byla v uplynulých desetiletích hojně zkoumána ve snaze odhalit, jaké jsou hlavní řídicí faktory stojící za pozorovanou dynamikou porostu. Z dosavadních výzkumů je patrné, že významnou část variability fenologických cyklů určuje teplota a množství srážek ve studovaných oblastech. Nejsou to však jediné klimatické faktory, které se v systému nachází, a proto je třeba uvažovat spíše komplexní působení více různých vlivů, jako je salinita, rozmístění srážek v průběhu roku, délka světelného dne a podobné, které jsou ale často více či méně vzájemně ovlivněné. To, která proměnná klimatu bude určovat fenologii rostlin, závisí na jejich vzájemném vybalancování na dané lokalitě a zejména na toleranci konkrétních druhů rostlin. Jednotlivé klimatické faktory se navíc liší v závislosti na zeměpisné šířce, která tím pádem může vysvětlovat většinu pozorované variability.

### 2.2.1 Srážky, salinita a teplota

Mangrovy jsou přizpůsobené k toleranci určitého množství salinity. Toto množství se však liší v závislosti na druhu, což vede k vytvoření druhové zonace podél gradientu salinity. Tento gradient nalezneme zejména v deltách sladkovodních toků a v pobřežních lagunách s přítokem sladké vody, ve výjimečných případech můžeme najít mangrovy také v pobřežních lagunách bez přítoku sladké vody.

Salinita vody, ve které se mangrovy nacházejí, je určena přítokem sladké vody, který může být ovlivněn množstvím dopadajících srážek, jejichž přísun může navíc vykazovat sezónní výkyvy. Salinita je také proměnlivá v rámci slapového cyklu. Nejvýše položené části mangrovů zaplavované jen při skočném přílivu jsou vystaveny delším obdobím sucha, které vedou ke koncentraci solí vlivem evapotranspirace a tedy ke zvýšení salinity vně i uvnitř rostlinného pletiva. V tomto případě tedy skočný příliv znamená snížení salinity prostředí. Na rostliny rostoucí v oblastech s velmi nízkou salinitou má ovšem příliv opačný vliv a znamená pro ně dočasné navýšení salinity (Hogarth, 2007).

Všechny tyto vlivy nám tedy dohromady dávají dvourozměrnou mozaiku území s rozdílnými intervaly hodnot salinity prostředí a rostliny, které zde žijí, jsou definovány svým optimem a tolerancí k minimálním a maximálním hodnotám salinity na konkrétním stanovišti. Z dlouhodobého pohledu bývá pro fenologii zásadní množství dopadajících srážek během roku. Srážky však často velmi korelují s teplotou, a období dešťů je tedy doprovázeno nižšími teplotami. Naopak období sucha je doprovázeno vyššími teplotami, které vedou ke zvýšení evapotranspirace. Určit jeden klimatický faktor, který řídí fenologické cykly tedy obvykle není možné z důvodu vysoké korelace mezi faktory.

#### 2.2.1.1 Oblasti nad 20°zeměpisné šířky

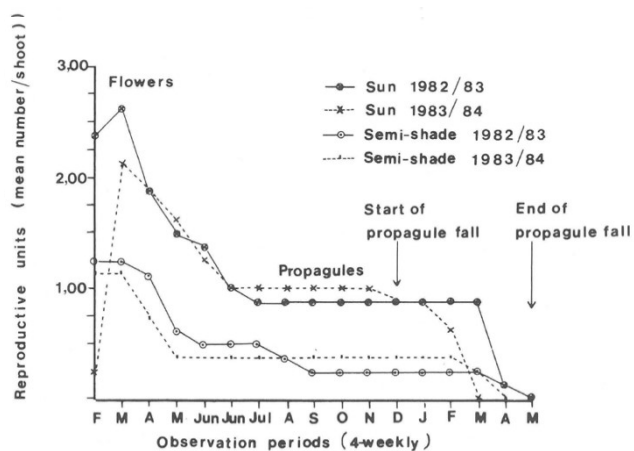
První studie pochází z Brazílského státu Paraná, ze zálivu Guaratuba (25°51'S, 48°38'W). Zdejší klima je extrémně vlhké a prakticky zde není žádné období sucha. I přes to je zde patrná slabá sezonalita v množství srážek, která však měla prokazatelný vliv pouze na produkci květů u *Rhizophora mangle*, u ostatních druhů ne. Reakce na různé faktory prostředí byly mezi druhy proměnlivé, a shodně reagovaly pouze zvýšenou rychlostí přírůstku dřeva v období nejvyšších srážek.

Odlišná fenologie byla pozorována u jihoafrických mangrovů v ústí řeky Mgeni (29°48'S, 31°03'E). Většina porostu je tvořena druhy *Bruguiera gymnorrhiza* a *Avicennia marina*, pouze s malým zastoupením *Rhizophora mucronata*. Pro druh *A. marina* nebylo

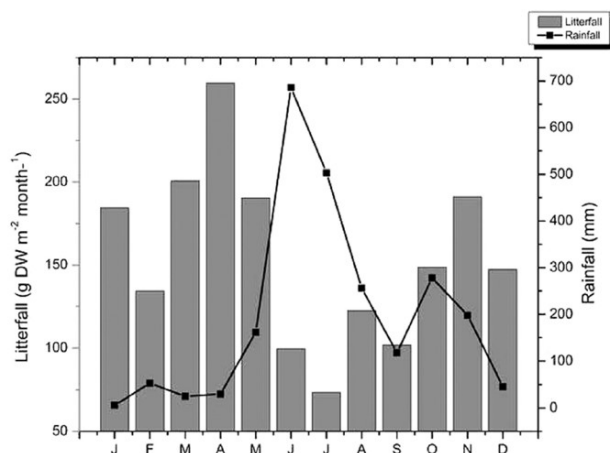
ve studii sebráno dostatečné množství dat. U zbylých dvou druhů (*B. gymnorrhiza* a *R. mucronata*) byla naměřena významná korelace mezi množstvím nově vyrašených listů a teplotou, nikoli však mezi množstvím vyrašených listů a srážkami. Oproti tomu opad nevykazuje žádný jasný trend, je pouze lehce nižší v zimě a narůstá s příchodem jara, což autoři přisuzují možnému vlivu salinity, která ale nebyla během studie měřena. Opad není korelovaný ani s teplotou ani se srážkami, z čehož autoři usuzují, že je ovlivněn více faktory.

V této studii byl rovněž pozorován vliv ozáření na fenologii druhu *Bruguiera gymnorrhiza* jako možný faktor vedoucí k odlišným fenologickým datům z osluněných a stinných částí jedné rostliny. Osluněné větve mohou být vystaveny záření o hodnotách přibližně  $800 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}$ , zatímco u zastíněných větví mohou hodnoty klesnout až k  $5,5 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}$ . U listů z různých částí koruny byla měřena jejich průměrná doba setrvání od vyrašení po abscisi. Listy nacházející se v osluněné části koruny měly signifikantně kratší průměrnou dobu setrvání v koruně, 89,3 týdne, oproti 103,1 týdne u listů z polostinné části koruny a 141,8 týdnů v případě zastíněných listů. Listy z osluněné části koruny tedy tvoří větší část listového opadu, v porovnání s listy ze zastíněné části rostliny. Ozářenost zřejmě souvisí také s distribucí propagulí v rámci koruny. Ve stinných částech koruny u sledovaných rostlin nebyly pozorovány žádné propagule, zatímco v osluněných částech se nachází přibližně dvakrát vyšší množství než v polostínu (viz. Obr. 2.) (Steinke, 1988).

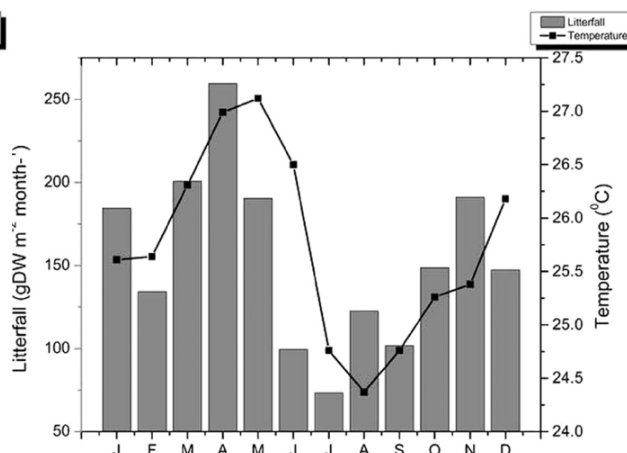
Ještě zřetelnější unimodální trend v opadu a rašení listů zaznamenala studie z ostrova Okinawa ( $26^{\circ}11'\text{N}$ ;  $127^{\circ}40'\text{E}$ ) v Japonsku (Kamruzzaman, 2013). Zdejší mangrovy jsou severním maximem rozšíření mangrovů v oblasti Tichého Oceánu. Na této lokalitě se vykytují druhy *Bruguiera gymnorrhiza*, *Kandelia obovata* a *Rhizophora stylosa*. U všech tří druhů výrazně koreloval růst nových listů a opad starých listů s narůstající teplotou, množstvím srážek, délkou dne a silou větru (nejvyšší opad i přírůstek byl zaznamenán v létě, nejnižší naopak v zimě). Reprodukční orgány (květy



Obr. 2.: Vývoj propagulí u *B. gymnorrhiza* v sezonách 1982/83 a 1983/84, (Steinke, 1988)



Obr. 3.: množství opadu (šedé sloupce, v gramech sušiny/m<sup>2</sup> za měsíc) a množství srážek (mm) naměřené na dvou stanovištích v ústí řeky Cochin, jihozápadní Indie, (Rani et al., 2016)

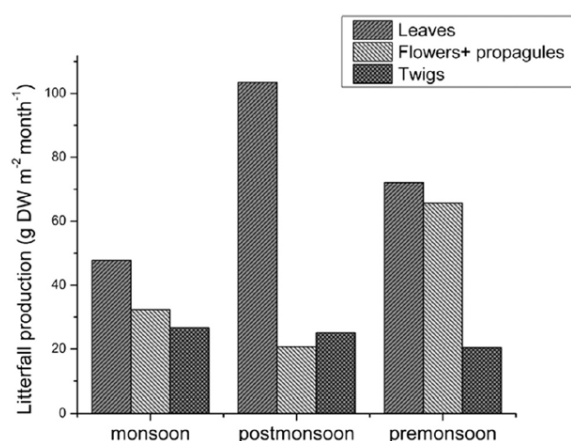


Obr. 4.: množství opadu (šedé sloupce, v gramech sušiny/m<sup>2</sup> za měsíc) a teplota (°C) naměřené na dvou stanovištích v ústí řeky Cochin, jihozápadní Indie (Rani et al., 2016)

a propagule) jsou produkovány v závislosti na délce dne a na růstu teploty. Výrazný rozdíl oproti studii z delty řeky Mgeni je ovšem ovlivnění fenologie rychlostí větru. Ostrov Okinawa se totiž nachází v obvyklé trajektorii tajfunů, které silně poznamenávají množství opadu. Množství opadu stoupá s rychlostí větru exponenciálně. Navíc, vlivem tajfunu dochází nejen k vyššímu opadu listů a rozmnožovacích orgánů, ale výrazný je zejména nárůst opadu větví, včetně živých a olistěných.

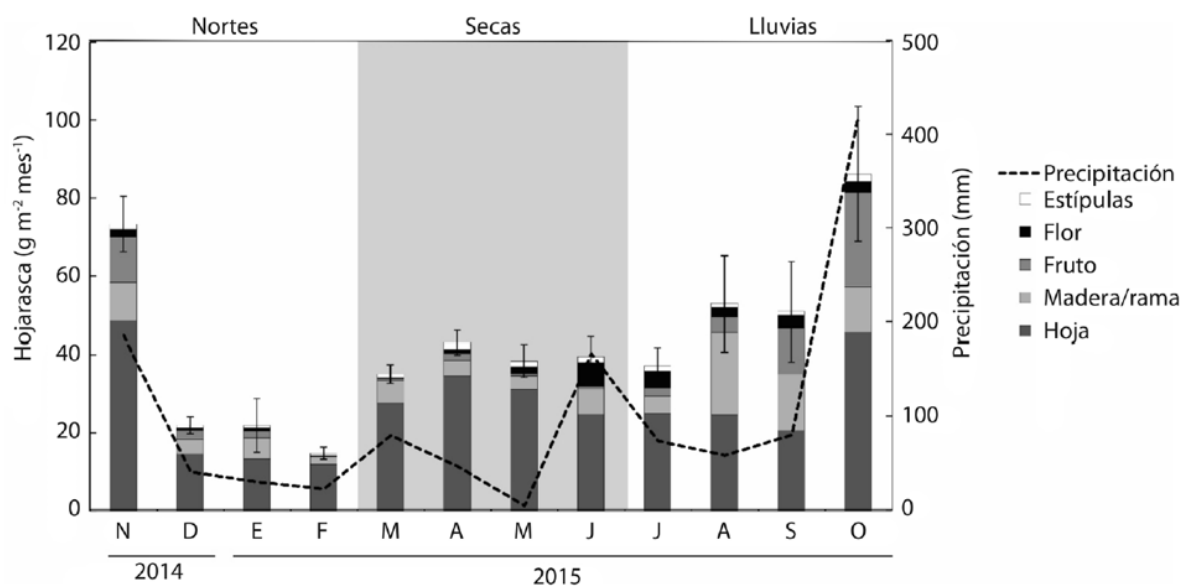
#### 2.2.1.2 Oblasti mezi 10° a 20° zeměpisné šířky

Studie z jihozápadního pobřeží Indie (10°N, 76°10'E) ukazuje trend z oblastí s převládajícím monzunovým klimatem, pro kterou je typické střídání tří ročních období. Premonzunové období trvá od února do května, a vyznačuje se nejvyššími teplotami a nízkými srážkami. Na konci tohoto období však dochází k prudkému nárůstu srážek s příchodem monzunového období, které trvá až do září. Od září do konce ledna hovoříme o postmonzunovém období, které je charakteristické nízkými teplotami a slabšími srážkami. Vzájemná negativní korelace teploty s množstvím dopadajících srážek je patrná z grafů (Obr. 3. a Obr. 4.), u kterých je uvedeno množství opadu naměřeného v jednotlivých měsících. Z grafů je patrný zejména ostrý přechod mezi premonzunovým a monzunovým



Obr. 5.: Produkce různých částí opadu (listy, květy + propagule, větvičky) v jednotlivých ročních obdobích v ústí řeky Cochin, jihozápadní Indie, (Rani et al., 2016)





Obr. 6.: množství opadu (v gramech sušiny/m<sup>2</sup> za měsíc) a množství srážek (precipitación) v laguně Mecoacán, Mexiko. Nortes – období severních větrů; Secas – období sucha; Lluvias – období dešťů; Precipitación – srážky; Estípulas – palisty; Flor – květy; Fruto – plody; Madera/rama – dřevo/větve; Hoja – listy; (Torres et al., 2017)

obdobím, na který mangrovy reagují snížením množství opadu až k červencovému minimu. Složení opadu však není konstantní během celého roku, ale dochází k jeho proměnám. Jak je vidět z grafu (Obr. 5.), hlavní rozdíly byly pozorovány mezi produkcí listů a propagačních orgánů. Zatímco listy vykazovaly maximum svého opadu v postmonzunovém období, květy a propagule tvoří významnou část opadu zejména v premonzunovém období (Rani et al., 2016).

Zajímavé je však porovnání předchozí studie se studií z mexické laguny Mecoacán (18°16'N, 93°10'W) (Torres et al., 2017), porovnávající rozdílnou fenologii druhů *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora mangle* a *Avicennia germinans* ve shodném prostředí. Zde byl pozorován opačný trend než v indické studii, vyšší opad byl naměřený v období vyššího množství srážek (Obr. 6.). Autoři studie také uvažují o možném vlivu zvýšených turbulencí ve vodě, které zvýší dostupnost živin a tím i produkci mangrovů, která vede k vyššímu opadu. Nižší salinita (způsobená srážkami) neměla prokazatelný vliv pouze na fenologii u *Avicennia germinans*, která je adaptovaná na hyperhalinní prostředí. Produkce květů a plodů se zdá být také ovlivněná srážkovým režimem. Květy jsou produkovány převážně na konci období sucha a začátku období dešťů. Toto načasování umožní synchronizaci uvolňování propagulí na konci období dešťů (říjen), tedy v období, kdy jsou zdejší mangrovy zaplaveny vodou o nižší salinitě, což vede ke zvýšení životnosti propagulí.

### 2.2.1.3 Oblasti pod 10° zeměpisné šířky

Studie z keňského zálivu Gazi (4°25'S, 39°30'E) (Ochieng and Erftemeijer, 2001) obsahuje informace o fenologii druhu *Avicennia marina*. Zdejší mangrovy vykazují jasnou sezonalitu, s výrazným růstem nových listů během období dešťů a strmým nárůstem opadu starých listů na začátku období sucha. Autoři studie tento jev vysvětlují tím, že během období dešťů jsou rostliny vystaveny příznivým podmínkám (dostatek živin, nízká evapotranspirace, nízká hladina stresu z vysoké salinity) které indukují bujný růst listů. Produkce listů během období dešťů ale zřejmě indukuje opad starých listů, které novým mohou konkurovat v dostupnosti záření.

Naprosto odlišně hovoří data naměřená v Sarawaku (Hoque *et al.*, 2015), na malajské části ostrova Borneo (3°59'N, 113°43'E). Zdejší porost je tvořen zejména druhy *Rhizophora apiculata* a *Xylocarpus granatum*. Jedná se o klimaxový porost vyznačující se zejména velmi vysokou produktivitou. Na této lokalitě autoři naměřili 1640 g/m<sup>2</sup> sušiny opadu za rok, což přisuzují výbornému stavu celého ekosystému a také ideálním podmínkám, ve kterých se mangrov nachází (dostatečný přísun sladké vody a živin, časté zaplavení, stáří a hustota lesa). Opad listů nevykazuje žádný výrazný trend v průběhu roku. Jediné, ačkoli velmi slabé korelace byly pozorovány mezi opadem květů a srážkami u *R. apiculata* a opadem větvíček a srážkami u *X. granatum*. Srážky byly také jediným klimatickým faktorem, který vykazoval alespoň slabou fluktuaci během roku. Autoři se domnívají, že v tomto případě může být dědičnost hlavním faktorem řídícím opad listů, bez nutné závislosti na vnějším podnětu.

### 2.2.2 Latitudinální gradient

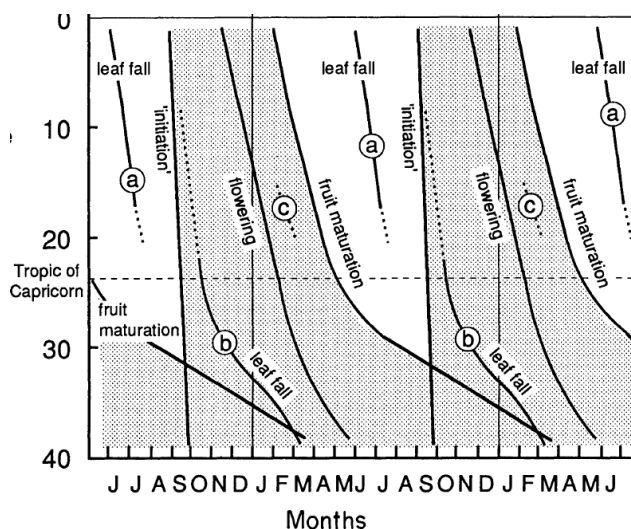
Jak je vidět z výše uvedených studií, fenologie mangrovů nevykazuje globálně žádnou jasnou závislost na změnách jednoho konkrétního klimatického faktoru. Pozorovatelný je ovšem trend zkracování fenologických událostí v průběhu roku na lokalitách v nižších zeměpisných šířkách. Ve vysokých zeměpisných šířkách (od 20° výš) mají rostliny obvykle pouze unimodální fenologický cyklus, který je charakteristický přítomností jediného lokálního maxima fenologické události (například v množství opadu či množství vyrašených listů), což je vidět například na množství opadu listů u mangrovů na ostrově Okinawa.

U rostlin rostoucích mezi 10° až 20° zeměpisné šířky se v průběhu roku může objevit v rámci fenologického cyklu druhé lokální maximum, které bývá většinou slabší až téměř nerozpoznatelné v porovnání s hlavní fenologickou událostí. Příklady takovýchto bimodálních cyklů jsou pozorovatelné například na grafech (Obr. 3, 4 a 6).

Směrem blíže k rovníku poté dochází k postupnému roztažení fenologických událostí do celého roku, tudíž probíhají prakticky nepřetržitě a pouze s malými výkyvy v průběhu

roku. Takovýto multimodální režim byl popsán například ve studii z Kalimantanu (Hoque *et al.*, 2015).

Vliv latitudinálního gradientu na změny ve fenologii u *Avicennia marina* byly popsány již v práci N. C. Dukeho (Duke, 1990), který pozoroval rozdíly v načasování a délce trvání fenologických cyklů na základě dat sebraných z dvaceti pěti lokalit na pobřeží Austrálie, Papui-Nové Guinei a Nového Zélandu (Obr.7). Z jeho pozorování vyplynul zejména jasný trend posunu reprodukčního cyklu, který v nízkých zeměpisných šířkách začíná v listopadu – prosinci, zatímco na nejjižnějších lokalitách až v květnu – červnu. Začátek reprodukčního cyklu koreloval s obdobím, kdy délka dne dosáhla 12 hodin. Také bylo pozorováno prodlužování reprodukční fáze směrem k vyšší zeměpisné šířce a postupnému překrývání reprodukčních událostí ze dvou po sobě jdoucích let, což se projevuje zejména tím, že nezralé propagule dozrávají na rostlině, která již znovu kvete a zakládá novou generaci propagulí. Trend prodlužování reprodukční fáze koreluje s průměrnou denní teplotou. Autor pozoroval také změny v opadu listů, který ale vykazoval vyšší variabilitu v souvislosti s klimatem na dané lokalitě. Nejasná ovšem v Dukeho studii zůstává fenologie mangrovů v rovníkových oblastech (<10°), u kterých předpokládá multimodální režim s opakováním fenologických událostí v průběhu roku, ačkoliv grafickém znázornění (Obr.7.) není tato pochybnost zohledněna.



Obr. 7.: Fenologie u *Avicennia marina* na jižní polokouli, šedé oblasti vyznačují období reprodukce, a) – opad listů, ke kterému dochází mezi dozráním plodů a iniciací nového období reprodukce, b) – opad listů, ke kterému dochází mezi iniciací reprodukčního cyklu a kvetením, c) – opad listů, ke kterému dochází mezi kvetením a dozráním plodů (Duke, 1990).

## 2.3 Fenologie mangrovů v porovnání s fenologií ostatních tropických ekosystémů

Fenologie mangrovů je z globálního pohledu vázána zřejmě nejvíce na změny teploty, významně ovlivňující rychlost transpirace, která dále ovlivňuje množství solí přijatých rostlinou. Zajímavé je však porovnání s nemangrovovými tropickými lesy, které, ač mohou růst v blízkosti mangrovů, tak nejsou vystaveny stresu ze zaplavení slanou vodou. Tyto lesy bývají zpravidla nejvíce ovlivněny dopadajícími srážkami a sluneční radiací, což bylo usouzeno podle toho, že nejvyšší množství opadu bylo naměřeno na jaře nebo v zimě, kdy je množství srážek omezené a stromy reagují na nedostatek vody opadem listů. Shodný trend jak u mangrovových, tak u nemangrovových porostů je pozorován v rozložení fenologických událostí v průběhu roku. I u terestrických lesů je tedy pozorovatelná bimodalita až multimodalita narůstající směrem k rovníku (Zhang *et al.*, 2014).

U relativně velkého množství tropických terestrických rostlin (například v Jižní Americe až 23% druhů (Norden *et al.*, 2007)) je ovšem pozorován významný rozdíl v reprodukčních událostech v porovnání s mangrovy. Zatímco u mangrovů dochází k reprodukci v pravidelném annuálním režimu, v tropických terestrických lesích často vykazují rostliny reprodukční asezonalitu. K reprodukčním událostem mnoha druhů tropických dřevin dochází v nepravidelných intervalech s odstupem několika let, a tato událost bývá zpravidla indukována výrazným obdobím sucha, po kterém přichází masivní reprodukce velkého množství stromů najednou. Tento asezónní vzorec je typický například pro čeleď Dipterocarpaceae z lesů jihovýchodní Asie, ale najdeme ho i u dalších rostlinných čeledí napříč Amerikou, Afrikou a Asií (Newbery, Chuyong and Zimmermann, 2006; Brearley *et al.*, 2007; Norden *et al.*, 2007).

Pro mangrovy je také typické výrazně vyšší množství opadu v porovnání s ostatními ekosystémy, které je způsobeno vysokou produktivitou mangrovů. Ta sice může být velmi proměnlivá v závislosti na růstových podmínkách, zpravidla však ale bývá vyšší než produktivita v terestrickém nemangrovovém lese ve srovnatelných zeměpisných šířkách.

### 3. Závěr

Tato práce shrnuje poznatky o mangrovech a jejich fenologii v rámci jejich světového rozšíření. Podle vybraných studií (viz.: 2.2.1 a 2.2.2) lze usuzovat, že podobu fenologie, zejména rychlost fenologických cyklů a jejich načasování z globálního pohledu určuje zejména vzdálenost od rovníku, v jaké se studovaný mangrov nachází. Globálním trendem je tedy zřejmě ostré oddělení fenologických fází ve vyšších zeměpisných šířkách a jejich postupné splývání směrem k rovníku (Duke, 1990). Některé lokality však tomuto zjednodušenému modelu nemusí odpovídat, protože tento globální trend může být silně narušen variabilitou klimatu na konkrétních lokalitách. Příkladem takového narušení byl například brazilský mangrov ze zálivu Guaratuba (viz. 2.2.1.1), který i přes to, že se nacházel na jih od obratníku Kozoroha, tak nevykazoval téměř žádnou sezonalitu. Důvodem je zřejmě dostatečný přísun srážek po celý rok a malé teplotní výkyvy, které nejsou korelovány s dopadajícími srážkami.

Opačným extrémem je studie z Keňského zálivu Gazi (viz. 2.2.1.3), který, ačkoli se nachází ve velmi těsné blízkosti rovníku, tak je ovlivněn velmi oscilujícím klimatem s výrazným obdobím dešťů, čemuž je přizpůsobena také fenologie zdejšího porostu.

Velmi pozoruhodné je ovšem srovnání studií z Indie a z Mexika (viz. 2.2.1.2), které ukazují zdánlivě naprosto protichůdný vztah mezi opadem a množstvím srážek. Obě tyto studie ukazují bimodální fenologický cyklus opadu. Opad v indické studii koreloval s teplotou, což je pozorovatelné i na grafu (Fig. 3). Graf z mexické studie (Fig. 6) data o teplotě neobsahuje, ale ve studii bylo uvedeno, že nejvyšší teplota byla naměřena v červenci (28 °C) a nejnižší v zimě (10 °C), s průměrnou roční teplotou 26 °C. Dá se tedy předpokládat, že propad v množství opadu pozorovaný v zimních měsících je způsoben nižšími teplotami, zatímco prudký nárůst opadu v období dešťů je závislý na srážkách. Mezi oběma lokalitami je také významný rozdíl v množství dopadajících srážek za rok, což může být určujícím faktorem ovlivňujícím závislost fenologie na srážkách. Na obou těchto lokalitách je tedy opad zřejmě nejvíce ovlivněn teplotou, jak předpokládá také zobecněný model podle Dukeho (Duke, 1990), ačkoli může dojít k jeho lokálnímu ovlivnění jinými klimatickými faktory, jako jsou například srážky či rychlost větru.

Současné poznání může být poznamenáno nerovnoměrným výzkumem mangrovů, který je koncentrován zejména v karibské a indopacifické oblasti, zatímco

minimum dat o fenologii (a mangrovech obecně) bylo publikováno například z oblasti západního pobřeží Afriky.

Tato bakalářská práce je podkladem pro navazující diplomovou práci zaměřenou na fenologii mangrovů v Balikpapanském zálivu na ostrově Kalimantan, které slouží jako potrava zde žijící komunitě ohrožených kahau nosatých (*Nasalis larvatus*).

## Citovaná literatura

- De Alvarenga, A. M. S. B., Botosso, P. C. and Soffiatti, P. (2017) 'Stem growth and phenology of three subtropical mangrove tree species', *Revista Brasileira de Botanica*, 40(4), pp. 907–914.
- Benítez-Pardo, D. *et al.* (2018) 'Contenido nutrimental en hojas de *Laguncularia racemosa* (Combretaceae), relacionado con su fenología en una laguna tropical del Golfo de California, México', *Acta Botanica Mexicana*, pp. 227–234.
- Berlanga-Robles, C. A., Ruiz-luna, A. and Villanueva, M. R. N. (2018) 'Seasonal trend analysis ( STA ) of MODIS vegetation index time series for the mangrove canopy of the Teacapan-Agua Brava lagoon system , Mexico', *GIScience & Remote Sensing*. Taylor & Francis, 56(3), pp. 338–361.
- Brearley, F. Q. *et al.* (2007) 'Reproductive Phenology over a 10-year Period in a Lowland Evergreen Rain Forest of Central Borneo', *Journal of Ecology*, 95, pp. 828–839.
- Burrows, D. W. (2003) *The role of insect leaf herbivory on the mangroves Avicennia marina and Rhizophora stylosa*.
- Cram, W. J., Torr, P. G. and Rose, D. A. (2002) 'Salt allocation during leaf development and leaf fall in mangroves', *Trees*, 16, pp. 112–119.
- Dasgupta, S. *et al.* (2019) 'Quantifying the protective capacity of mangroves from storm surges in coastal', *PLoS ONE*, pp. 1–14.
- Donato, D. C. *et al.* (2011) 'Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics', *Nature Geoscience*. Nature Publishing Group, 4(5), pp. 293–297.
- Duke, N. . C. (1990) 'Phenological Trends with Latitude in the Mangrove Tree *Avicennia Marina*', *Journal of Ecology*, 78(1), pp. 113–133.
- Duke, N. C. *et al.* (2009) 'Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves', *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7(1), pp. 27–47.
- Estoque, R. C. *et al.* (2018) 'Assessing environmental impacts and change in Myanmar ' s mangrove ecosystem service value due to deforestation ( 2000 – 2014 )', *Global Change Biology*, pp. 5391–5410.
- FAO, U. N. (2007) *The world's mangroves 1980-2005, FAO Forestry Paper 153*.
- Filho, C. S., Tagliaro, C. H. and Beasley, C. R. (2008) 'Seasonal abundance of the shipworm *Neoteredo reynei* ( Bivalvia , Teredinidae ) in mangrove driftwood from a northern Brazilian beach', *Iheringia, Sér. Zool.*, 98(1), pp. 17–23.
- Gao, B. (1996) 'NDWI A Normalized Difference Water Index for Remote Sensing of Vegetation Liquid Water From Space', *Remote Sensing of Environment*, 58, pp. 257–266.
- Hall, F. G. (1995) 'The interpretation of spectral vegetation indexes . IEEE Trans . Geosci .

Remote Sens', (July 2013).

Herrera-Silveira, J. A. and Morales-Ojeda, S. M. (2010) 'Subtropical Karstic Coastal Lagoon Assessment, Southeast Mexico', in *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change*, pp. 307–333.

Hogarth, P. (2007) *The Biology of Mangroves and Seagrasses*. Second edi, *Biology of Habitats*. Second edi. Oxford University Press.

Hoque, M. M. *et al.* (2015) 'Litterfall production in a tropical mangrove of Sarawak, Malaysia', *Zoology and Ecology*. Taylor & Francis, 8005, pp. 1–9.

Chomicki, G. *et al.* (2014) 'Palm snorkelling: Leaf bases as aeration structures in the mangrove palm (*Nypa fruticans*)', *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174(2), pp. 257–270.

Jennings, D. H. (1976) 'The effects of sodium chloride on higher plants', *Biological Reviews*, 51(4), pp. 453–486.

Kamruzzaman, M. (2013) 'Phenology and Litterfall of Three Mangrove Species in the Family Rhizophoraceae on Okinawa Island, Japan'.

Karyamsetty, J. H. (2017) 'Floral diversity, phenology, and pollination mechanism of true vivi-parous and crypto-viviparous mangroves of Godavari and Krishna delta of Andhra Pradesh, India', *International Journal of Conservation Science*, 8(4), pp. 723–730.

Kathiresan, K. (2003) 'Insect folioivory in mangroves', *Indian Journal of Marine Sciences*, 32(September), pp. 237–239.

Kim, K. *et al.* (2016) 'Novel water filtration of saline water in the outermost layer of mangrove roots', *Nature Publishing Group*. Nature Publishing Group, (October 2015), pp. 1–9.

Liu, L. *et al.* (2018) 'DNA barcoding reveals insect diversity in the mangrove ecosystems of Hainan Island, China', *Genome*. NRC Research Press, 61(11), pp. 797–806.

Mafi-Gholami, D. *et al.* (2019) 'Modeling multi-decadal mangrove leaf area index in response to drought along the semi-arid southern coasts of Iran', *Science of the Total Environment*, 656, pp. 1326–1336.

Marimuthu, P., Balasubramaniam, J. and Jayaraj, K. A. (2015) 'A new record of the marine wood-borer, *Spathoteredo obtusa* (Sivickis) (Bivalvia: Teredinidae), from the mangroves of Andaman Archipelago, India', *Indian Journal of Geo-Marine Sciences Vol.*, 44(10), pp. 1554–1558.

Meynecke, J.-O. *et al.* (2007) 'Relationships between estuarine habitats and coastal fisheries in Queensland, Australia', *BULLETIN OF MARINE SCIENCE*, 80(3), pp. 773–793.

Newbery, D. M., Chuyong, G. B. and Zimmermann, L. (2006) 'Mast Fruiting of Large



- Ectomycorrhizal African Rain Forest Trees: Importance of Dry Season Intensity, and the Resource-Limitation Hypothesis', *New Phytologist*, 170(3), pp. 561–579.
- Norden, N. *et al.* (2007) 'Mast Fruiting Is a Frequent Strategy in Woody Species of Eastern South America', *PLoS ONE*, 2(10).
- Offenberg, J. *et al.* (2005) 'Lack of Ant Attendance May Induce Compensatory Plant Growth', *Oikos*, 111(1), pp. 170–178.
- Ochieng, C. A. and Erftemeijer, P. L. (2001) 'Phenology, litterfall and nutrient resorption in *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh in Gazi Bay, Kenya', *Trees - Structure and Function*, 16(2–3), pp. 167–171.
- Onuf, C. P., Teal, J. M. and Valiela, I. (1977) 'Interactions of Nutrients , Plant Growth and Herbivory in a Mangrove Ecosystem', *Ecology*, 58(3), pp. 514–526.
- Parida, A. K., Das, A. B. and Mitra, B. (2004) 'Effects of salt on growth , ion accumulation , photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove , *Bruguiera parviflora*', *Trees*, 18, pp. 167–174.
- Parrish, J. D. (1989) 'Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions', *Marine Ecology Progress Series*, 58, pp. 143–160.
- Pastor-Guzman, J., Dash, J. and Atkinson, P. M. (2018) 'Remote sensing of mangrove forest phenology and its environmental drivers', *Remote Sensing of Environment*. Elsevier, 205(October 2017), pp. 71–84.
- Perry, D. (1988) 'Effects of Associated Fauna on Growth and Productivity in the Red Mangrove', *Ecology*, 69(4), pp. 1064–1075.
- Pokorný, R. (2015) *Stanovení indexu listové plochy v nesmíšených porostech lesních dřevin*.
- Por, F. D., Dor, I. and Amir, A. (1977) 'The mangal of Sinai : Limits of an ecosystem', *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 30, pp. 295–314.
- Quisthoudt, K. *et al.* (2012) 'Temperature variation among mangrove latitudinal range limits worldwide', *Trees*, 26, pp. 1919–1931.
- Rani, V. *et al.* (2016) 'Phenology and litterfall dynamics structuring Ecosystem productivity in a tropical mangrove stand on South West coast of India', *Regional Studies in Marine Science*. Elsevier B.V., 8, pp. 400–407.
- Record, S. *et al.* (2013) 'Projecting global mangrove species and community distributions under climate change', *Ecosphere*, 4(3), pp. 1–23.
- Robertson, A. I. (1986) 'Leaf-burying crabs : their influence on energy flow and export from mixed mangrove forests ( *Rhizophora* spp .) in northeastern Australia', *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 102, pp. 237–248.
- Smith, J., Boto, K. G. and Giddins, L. (1991) 'Keystone Species and Mangrove Forest

- Dynamics : the Influence of Burrowing by Crabs on Soil Nutrient Status and Forest Productivity', *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 33, pp. 419–432.
- Smith, T. J. (1987) 'Seed Predation in Relation to Tree Dominance and Distribution in Mangrove Forests', *Ecology*, 68(2), pp. 266–273.
- Steinke, T. D. (1988) 'Vegetative and floral phenology of three mangroves in Mgeni Estuary', *South African Journal of Botany*. Elsevier Masson SAS, 54(2), pp. 97–102.
- Van der Stocken, T., López-Portillo, J. and Koedam, N. (2017) 'Seasonal release of propagules in mangroves – Assessment of current data', *Aquatic Botany*. Elsevier B.V., 138, pp. 92–99.
- Tan, W. *et al.* (2013) 'Dynamic secretion changes in the salt glands of the mangrove tree species *Avicennia officinalis* in response to a changing saline environment', *Plant, Cell and Environment*, 36, pp. 1410–1422.
- Tomlinson, P. B. (2016) *The Botany of Mangroves*. Sccond edit.
- Torres V, J. R. *et al.* (2017) 'Atributos estructurales, productividad (hojarasca) y fenología del manglar en la Laguna Mecoacán, Golfo de México', *Revista de Biología Tropical*, 65(4), pp. 1592–1608.
- Wang, W., Li, X. and Wang, M. (2019) 'Propagule Dispersal Determines Mangrove Zonation at Intertidal and Estuarine Scales'.
- Whitfield, A. K. (2017) 'The role of seagrass meadow, mangrove forests, salt marshes and reed beds as nursery areas and food sources for fishes in estuaries', *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. Springer International Publishing, 27, pp. 75–110.
- Ye, Y., Chen, Y. P. and Chen, G. C. (2012) 'Litter production and litter elemental composition in two rehabilitated *Kandelia obovata* mangrove forests in Jiulongjiang Estuary, China', *Marine Environmental Research*, 83, pp. 63–72.
- Zhang, H. *et al.* (2014) 'Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide', *Ecological Complexity*. Elsevier B.V., 20, pp. 240–247.